Aula

2

INTRODUÇÃO AO ESTUDO DAS ALGAS - DIVISÕES CYANOPHYTA E RHODOPHYTA.

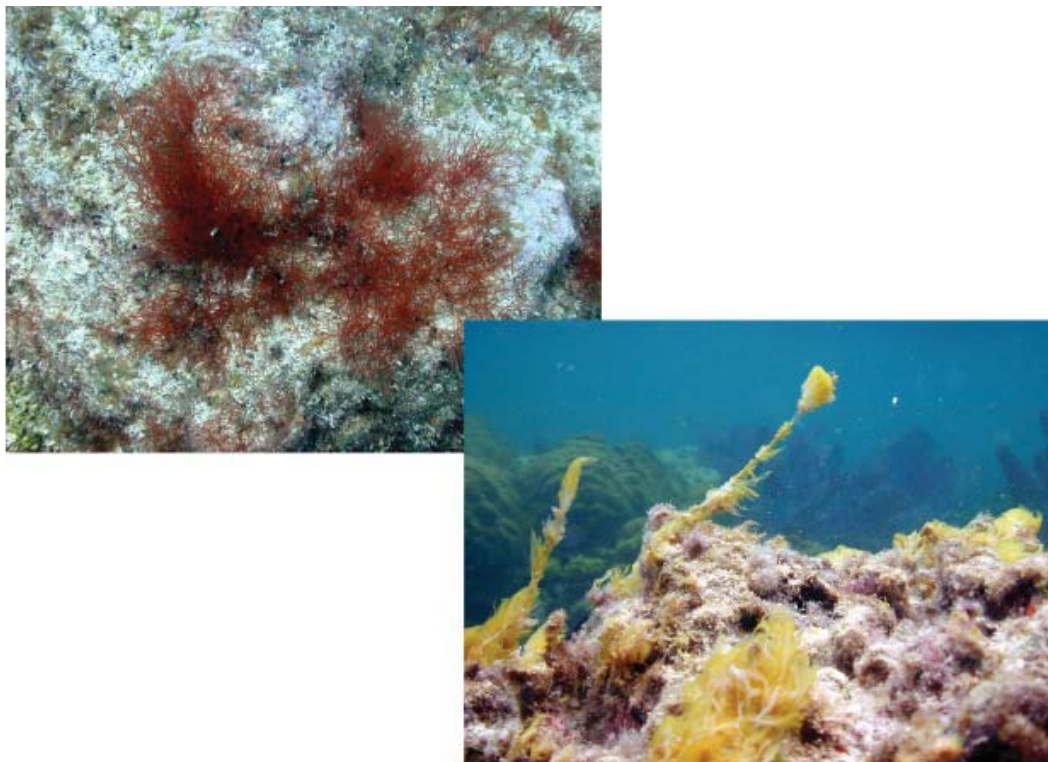
META

Apresentar as características que definem os organismos denominados “algas”, além de caracterizar os grupos das divisões Cyanophyta e Rhodophyta.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:
reconhecer as características que definem o grupo das algas e as principais características das algas das divisões Cyanophyta e Rhodophyta.

PRÉ-REQUISITOS

Conhecimento básico da sistemática vegetal e dos diferentes grupos vegetais.

A esquerda, temos algas cyanophytas, e na figura a direita, temos algas rhodophytas.
(Fonte: 1 – http://people.uncw.edu. 2 – http://people.uncw.edu)

INTRODUÇÃO

Talo

Talo (do grego thallos = broto) corresponde ao corpo da alga, o qual não é diferenciado em raiz, caule ou folha.

Bentos

Conjunto de indivíduos que vivem fixos ao substrato

Plâncton

Conjunto de indivíduos que vivem em suspensão na coluna d'água devido à sua pequena ou nula capacidade de locomoção.

Retornando o nosso curso iniciaremos nesta aula o estudo das algas e trabalharemos de uma forma mais detalhada as algas das divisões Cyanophyta e Rhodophyta.

Alga é um termo genérico desprovido de significado taxonômico, usado a partir de 1753 e introduzido por Linnaeus, aplicado a uma grande variedade de organismos, inclui organismos que possuem clorofila a e um **talo**, com hábito predominantemente aquático. Esses organismos não são necessariamente semelhantes entre si e nem sempre possuem origem evolutiva próxima.

A Ficologia (do grego phykos = alga), ciência que estuda as algas, é o ramo da biologia que abrange a maior diversidade de grandes grupos de organismos (incluindo organismos procariontes e eucariontes). Com exceção das cianofíceas, todas as demais algas são eucarióticas.

As algas desempenham um papel ecológico importante como produtores primários dos ecossistemas onde ocorrem, sendo provavelmente responsáveis por mais de 50% do total da produção primária de todo o planeta. O fato de serem clorofilados, não implica que sejam verdes, pois além da clorofila, possuem outros pigmentos denominados acessórios, os quais podem mascarar a presença da clorofila, proporcionando às algas colorações avermelhadas, azuladas, pardas ou ate enegrecidas.

Quanto à organização do talo as algas apresentam uma diversidade muito grande. Existem desde formas microscópicas até formas que atingem 60 m de comprimento.

As algas podem ser encontradas nos mais diversos ambientes, existindo desde formas terrestres e aquáticas, até formas que vivem em associações com outros organismos (ex. liquens: fungo + alga). As formas mais comuns são aquáticas, podendo ocorrer em rios, lagos, mangues e mares. Nesses ambientes, podem fazer parte do **bentos** ou do **plâncton**.

O número de divisões e classes que inclui as algas varia de um sistema de classificação para outro, de autor para autor. Durante o curso utilizaremos a classificação de Lee (2008) para os grandes grupos (divisões).

Dentre as principais linhagens de algas eucarióticas podemos citar: Chlorophyta, Rhodophyta, Glaucocystophyta, Euglenophyta, Chlorarachniophyta, Heterokophyta (Raphidophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Eustigmatophyta e Phaeophyta), Haptophyta (= Prymnesiophyta), Cryptophyta e Dinophyta. Os últimos quatro grupos foram denominados de algas cromófitas devido à presença de clorofilas a e c e várias xantofilas. Apenas parte dessas divisões será abordada aqui em maiores detalhes: Chlorophyta, Euglenophyta, Rhodophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta e Dinophyta.

INTRODUÇÃO AO ESTUDO DAS ALGAS

As algas apresentam os mais diversos níveis de organização vegetativa. Essa organização muitas vezes é semelhante em grupos evolutivamente muito distintos, demonstrando um paralelismo evolutivo de determinadas morfologias. A maior diversidade de formas é encontrada nas algas de ambiente marinho.

Vale ressaltar que independentemente de serem unicelulares ou pluricelulares esses tipos morfológicos são denominados talos.

FORMAS UNICELULARES

Indivíduos formados por uma única célula. Estão presentes em todos os grupos de algas, mesmo que apenas na forma de gametas ou esporos.

Reconhecem-se dois tipos: i) flagelado - célula com flagelos (um ou mais) ocorre em Chlorophyta, Euglenophyta e Dinophyta de águas doce ou marinha; ii) aflagelado - célula sem flagelos, podem ocorrer em Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta, Dinophyta e Rhodophyta. Aqui estão incluídas também algumas formas móveis. Formas ameboides podem ocorrer em Dinophyta. Entre as diatomáceas bentônicas também são muito frequentes as formas móveis, no entanto, esses movimentos não são promovidos por pseudopodes.

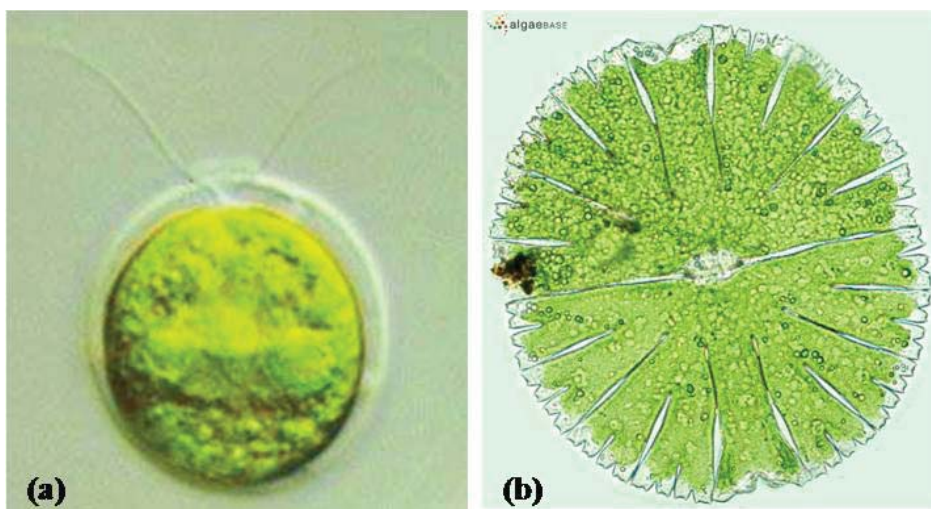



Figura 1. (a) – Organismo unicelular flagelado, Chlamydomonas sp. (Chlorophyta); (b) Organismo unicelular aflagelado, Micrasterias thomasiana W. Archer (Charophyta).

FORMAS COLONIAIS

São constituídas por agregados de células, onde cada célula apresenta uma interdependência menor em relação às demais, quando comparadas

as de um organismo pluricelular. As células da colônia apresentam-se unidas fisicamente apenas por mucilagens e frequentemente não têm ligações citoplasmáticas entre si. São encontradas tanto fazendo parte do plâncton quanto do bentos.

Podem-se reconhecer dois tipos: i) colônias amorfas - não existe uma organização definida das células na colônia. Podem ocorrer em Cyanobacteria e Chlorophyta de águas doce ou marinha; ii) cenóbio - é um tipo de colônia mais elaborada e complexa, com forma e número de células definidos. Esse tipo de talo ocorre em Chlorophyta, porém apenas em espécies de água doce.

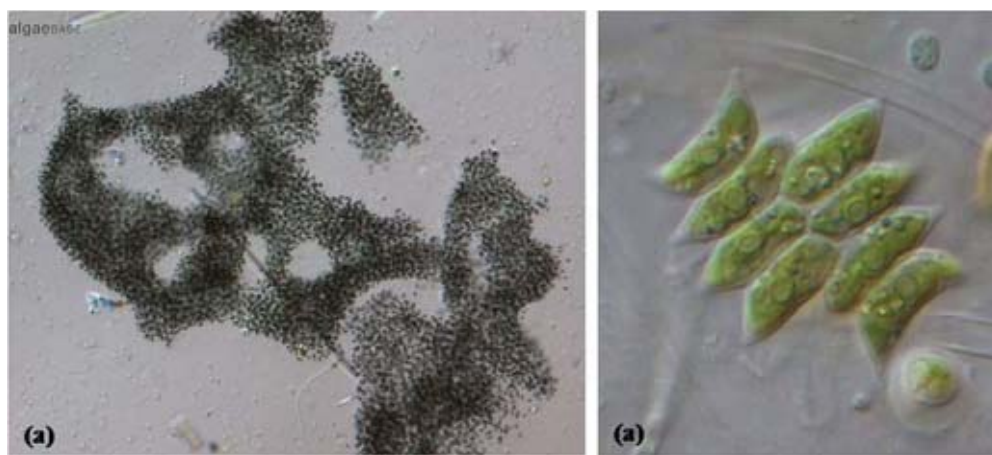



Figura 2. (a) – Colônias amorfas de Microcystis aeruginosa (Kützing) Kützing (Cyanophyta); (b) Cenóbio, Scenedesmus dimorphus (Turpin) Kützing (Chlorophyta).

FORMAS PLURICELULARES

Aqui estão incluídos os indivíduos formados por duas ou mais células.

Formas filamentosas

Os talos filamentosos apresentam grande diversidade de formas, variando desde aquelas muito simples, constituídas por uma única sequência linear de células (unisseriados) ou mais de uma fileira de células (plusseriados) até formas mais complexas, resultando em talos foliáceos, cilíndricos, crostosos, etc. Nesses últimos casos a organização filamentosa só pode ser verificada pelo acompanhamento do desenvolvimento através de cortes anatômicos. Formam-se a partir de sucessivas divisões celulares. As células filhas permanecem unidas através de uma parede comum e de ligações citoplasmáticas. Podem também ser encontradas tanto fazendo parte do plâncton quanto do bentos, de água doce ou marinha.

- Filamentos não ramificados (simples) - Formam-se a partir de sucessivas divisões celulares, sempre em um mesmo plano. São comuns em

Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta e Dinophyta, podem ocorrer também em Rhodophyta.

- Filamentos ramificados - São formas mais complexas em relação a anterior, pois ocorre mudança no plano de divisão celular. No sentido espacial, leva a ocupação de novos planos, possibilitando, portanto a ocupação de novos espaços. Podem ser constituídos por apenas uma série de células (unisseriado) ou por duas ou mais séries (plurisseriado). As formas mais simples são encontradas entre as Cyanobacteria, Chlorophyta e Rhodophyta. Formas plurisseriadas ramificadas podem estar presentes em Cyanobacteria, Chlorophyta, Rhodophyta e Phaeophyta. Existem formas filamentosas mais complexas, como as que apresentam uma distinção entre porção prostrada e ereta, ou seja, existem filamentos adaptados para a fixação do talo e filamentos eretos, mais especializados para a fotossíntese. Esse tipo de talo é comum entre as Phaeophyta, podendo ocorrer também em Chlorophyta. Certas espécies não apresentam porção ereta, sendo constituídas apenas por um disco, que fica aderido ao substrato. Este tipo de organização é denominado crostoso, sendo frequentemente encontrado sobre costões rochosos do litoral. Essa crosta é formada pela fusão de filamentos prostrados fortemente aderidos ao substrato. Estudos recentes de cultivo em laboratório têm demonstrado que algumas destas espécies crostosa são fases do histórico de vida de algas eretas, como Ralfsia/Scytosiphon (Phaeophyta) e Petrocelis/Gigartina (Rhodophyta).

Essa fusão e organização dos filamentos podem ocorrer também na porção ereta, originando um talo pseudoparenquimatoso. Essa morfologia é típica de muitas Rhodophyta, também ocorrendo em algumas Phaeophyta e em algumas Chlorophyta cenocíticas.

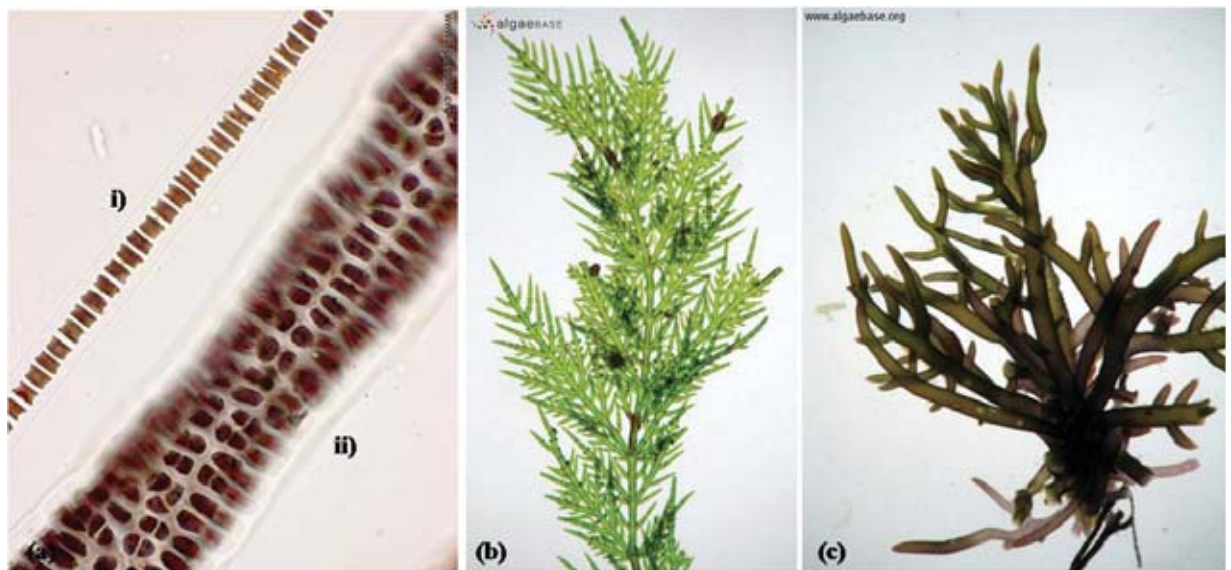



Figura 3. (a) – Talo filamentoso não ramificado de Bangia fuscopurpurea (Dillwyn) Lyngbye (Rhodophyta), detalhe em i) de um talo unisseriado e em ii) talo plusseriado; (b) Talo filamentoso ramificado unisseriado, Cladophora ordinata (Børgesen) van den Hoek (Chlorophyta); (c) Pseudoparenquimatoso de Gigartina minima Kylin (Rhodophyta).

FORMAS PARENQUIMATOSAS

No talo verdadeiramente parenquimatoso as divisões celulares podem ocorrer em qualquer plano, podendo formar um tecido bidimensional ou tridimensional. Lâminas parenquimatosas de uma ou duas camadas de células de espessura ocorrem em Chlorophyta, Rhodophyta e Phaeophyta. Porém talos parenquimatosos tridimensionais e mais espessos somente são encontrados em certas Phaeophyta, todas marinhas, que atingem as maiores dimensões entre as algas (até 60 m). Nessas algas, formam-se tecidos especializados que desempenham funções distintas.

Figura 4. (a) – Ulva rigida C. Agardh (Chlorophyta); (b) Porphyra umbilicalis Kützing (Rhodophyta); (c) Padina boryana Thivy (Phaeophyta).

Cenocítico

Cenocítico (do grego koinos = partilhar em comum + kytos = vaso oco) é um organismo, ou parte deste, que é multinucleado, ocorrendo a cariocinese, a qual não é seguida pela citocinese.

FORMAS CENOCÍTICAS

O talo **cenocítico** é unicelular multinucleado, constituído por por filamentos tubulares não divididos. Ocorrem exclusivamente em certas espécies de Chlorophyta, sendo a grande maioria marinha. As formas mais simples são pequenos filamentos não ramificados, enquanto que podem ocorrer formas maiores, bem ramificadas, formadas por um único filamento de espessura (uniaxial) ou por vários filamentos justapostos (multiaxial), formando um talo pseudoparenquimatoso.

Figura 5. (a) – Codium fragile subsp. fragile (Suringar) Hariot; (b) – Caulerpa sertularioides (S.G.Gmelin) M.A. Howe.

DIVISÃO CYANOPHYTA (CYANOBACTERIA)

(do grego kyanos = azul + phyton = planta)

As cianobactérias representam um grupo monofilético muito antigo, dentro das Eubacteria, tendo sido os primeiros organismos fotossintetizantes com clorofila a, que surgiram na Terra, há aproximadamente 3,5 bilhões de anos. Existem evidências fósseis, os estromatólitos, que datam do Pré-Cambriano.

Provavelmente foram os responsáveis pelo acúmulo de O2 na atmosfera primitiva, o que possibilitou o aparecimento da camada de Ozônio (O3), que retém parte da radiação ultravioleta (UV), permitindo a evolução de organismos mais sensíveis à radiação UV. As cianobactérias são pouco sensíveis a essa radiação, possuindo um sistema de reparo do material genético. A fotossíntese em algas azuis é estimulada por baixos teores de O2, refletindo talvez, sua adaptação à ausência de O2 livre na atmosfera do Pré-Cambriano.

Ainda hoje, desempenham papel importante na manutenção dos níveis desse gás, especialmente as formas marinhas planctônicas.

As cianofíceas diferem de todas as demais algas na sua organização celular. Em certos aspectos assemelham-se muito às bactérias, sendo por isso são denominadas cianobactérias. Não possuem qualquer organela interna, seus pigmentos acham-se localizados em lamelas citoplasmáticas e não chegam a constituir um cloroplasto.

CARACTERÍSTICAS BÁSICAS

- Procarióticas;
- Clorofila a;
- Pigmentos acessórios:

Ficobiliproteínas c-ficocianina, aloficocianina (azuis), c-ficoeritrina e ficoeritrocianina (vermelhos);

Carotenos grandes proporções de β-caroteno e Xantofilas: mixoxantina, zeaxantina, mixoxantofila (exclusiva);

- Produto de reserva: Glicogênio = amido das cianofíceas;
- Parede celular simples – glicoproteína – mureína;
- Mucopolissacarídeos (presente na bainha de mucilagem);
- Ausência de flagelos;
- Ausência de união gamética.

COMPARAÇÃO COM BACTÉRIAS

- Cyanobacteria são organismos fotossintetizantes que possuem clorofila a. Bactérias, quando fotossintetizantes, não possuem clorofila a.

- Cyanobacteria apresenta como produto final da fotossíntese o oxigênio (O2). Bactérias nunca liberam O2 como produto final da fotossíntese.
- Cyanobacteria não possui flagelos. Algumas bactérias os possuem.
- Cyanobacteria atinge maior complexidade morfológica que bactérias.

OCORRÊNCIA

As cianobactérias podem viver em ambientes extremamente diversos. A maioria é de água doce, podendo sobreviver a temperaturas de ate 74°C em fontes termais (ex. Synechococcus) ou a temperaturas muitos baixas de lagos antárticos, onde podem ocorrer sob a calota de gelo. Existem formas marinhas que resistem a altas salinidades ou a períodos de dessecamento, como as cianobactérias que habitam o supralitoral.

Algumas formas são terrestres, vivendo sobre rochas ou solo úmido. Outras vivem em associações com fungos, como nos liquens Cora e Leptogium, entre outros. Ainda existem algumas que se associam a outros vegetais (Anthoceros, briófita; Azolla, pteridófita; Cycas, gimnosperma) ou a protozoários.

MORFOLOGIA

A organização do talo da maior parte das cianobactérias é muito simples: podem ser unicelulares, coloniais ou filamentosas.

As formas filamentosas possuem filamento constituído por tricoma (sequência linear de células) envolvido por uma bainha de mucilagem (filamento = tricoma + bainha). Os filamentos podem ser unisseriados não ramificados ou ramificados. Podem ser ainda, plurisseriados.

Quanto à ramificação, pode-se reconhecer: a) Ramificação verdadeira - quando a ramificação origina-se em consequência de uma mudança no plano de divisão da célula; b) Ramificação falsa - quando a ramificação origina-se sem que haja uma mudança no plano de divisão da célula. Ocorre em formas que possuem uma bainha resistente ou espessa.

Muitas cianobactérias unicelulares e filamentosas podem apresentar movimento de deslizamento quando em contacto com o substrato ou outras algas. Algumas apresentam um movimento oscilatório nas extremidades. Esse movimento pode ocorrer em resposta a estímulo luminoso. Possivelmente, essa movimentação é decorrente da contração de microfibrilas presentes no protoplasto.

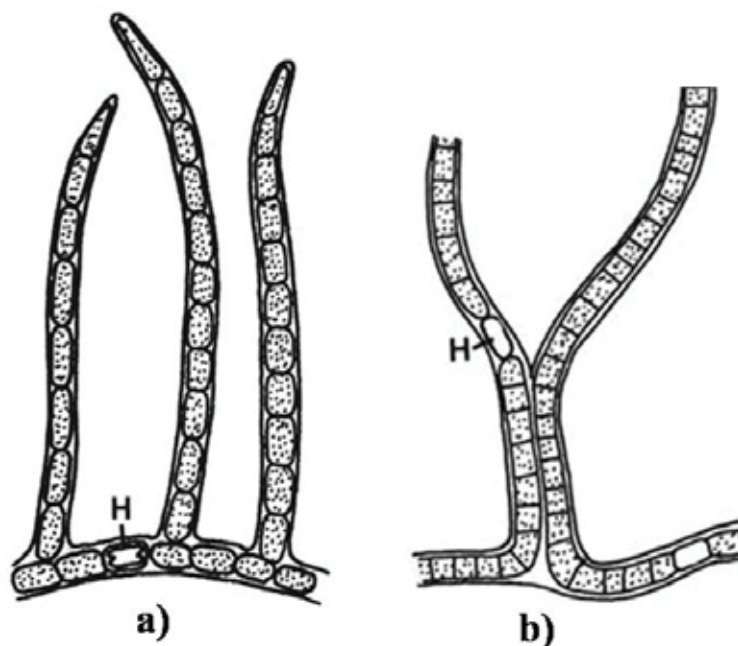



Figura 6. Tipos de ramificação em Cyanophyta. (a) verdadeira; (b) falsa. (Extraído de Lee 2008).

ORGANIZAÇÃO CELULAR

São organismos procariontes, sem apresentar, portanto um núcleo organizado ou organelas rodeadas por membranas. O DNA está disperso no citoplasma.

- Parede celular é semelhante à encontrada em bactérias gram-negativas. Essa parede é complexa e composta por várias camadas. Apenas as duas camadas mais internas são as mesmas para todas as algas azuis. A estrutura das camadas mais externas depende das condições ambientais e da quantidade de mucilagem secretada. O constituinte presente em maior quantidade é um mucopeptídeo (= glicopeptídeo). Verifica-se a presença de plasmodesmos em formas filamentosas.
- Bainha é um revestimento mucilaginoso, externo à parede celular, que está constantemente sendo secretado. Possivelmente, é composto por ácidos pécticos e mucopolissacarídeos. Porém sua estrutura ainda não foi completamente elucidada. Sabe-se que é constituído por fibrilas embebidas em uma matriz amorfa. Desempenha papel importante na absorção de elementos traços. A mucilagem "liga-se" a esses elementos, tornando-os disponíveis para a célula. Essa habilidade dá às cianobactérias vantagens sobre outras algas do fitoplâncton.
- Tilacoides são membranas lipoproteicas localizadas na periferia da célula. Provavelmente, originaram-se por invaginações da membrana plasmática. Os pigmentos fotossintetizantes localizam-se nos tilacoides.
- Pigmentos estão associados aos tilacoides. Podem ocorrer os seguintes pigmentos:

- Clorofila: presente em todas as algas azuis. Há provavelmente duas formas moleculares, com picos de absorção em 580 e 670 nanômetros (nm).
- Ficobiliproteínas: agrupadas em corpúsculos chamados de ficobilissomos, que se dispõe sobre os tilacoides. Podem estar presentes as seguintes ficobiliproteínas: i) c-ficocianina: presente em todas as cianobactérias; ii) aloficocianina: presente em todas as cianobactérias; iii) c-ficoeritrina: presente apenas em algumas espécies; iv) ficoeritrocianina: presente apenas em algumas espécies.

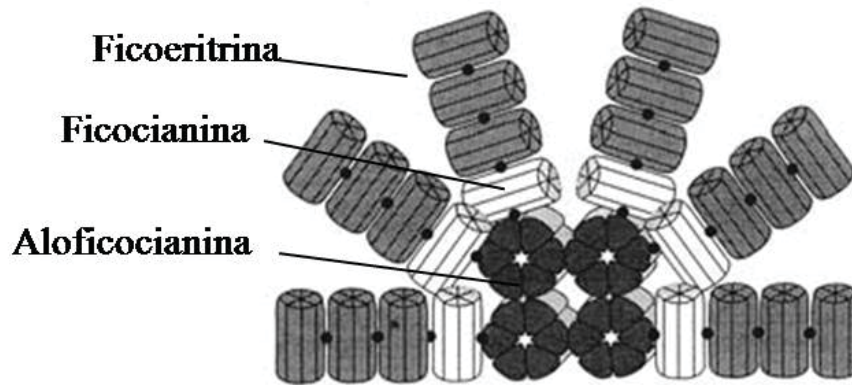



Figura 7. Diagrama de um ficobilissomo de uma cianobactéria (Extraído de Lee 2008).

- Carotenoides - entre os carotenos mais comuns, registra-se a presença de β-caroteno. Quanto às xantofilas, várias delas podem estar presentes, porém, não ocorre luteína. A concentração desses pigmentos pode variar em resposta à qualidade de luz e condições ambientais.
- Reserva - possuem grânulos de amido, também conhecidos como amido das cianofíceas. Esse amido é constituído por uma cadeia altamente ramificada, semelhante ao glicogênio. Além de reservas de polissacarídeos as algas azuis apresentam grânulos de cianoficina compostos por polipeptídios e localizados nas porções periféricas das células. Esses grânulos são facilmente observados através da microscopia óptica. Ocorrem também grânulos de polifosfato, comuns em células adultas e ausentes em células muito jovens. Esses dois tipos de grânulos podem ser facilmente utilizados pelas algas, quando o ambiente onde ocorrem torna-se desprovido de nitrato e fosfato, permitindo que as algas continuem com crescimento ativo, mesmo nessas situações.
- Vesículas de gás - são estruturas que possuem um gás produzido pela atividade metabólica da célula. São cilíndricas e circundadas por membranas proteicas e não lipoproteicas. Essas vesículas não ocorrem em todas as algas azuis, estando presentes apenas nas formas planctônicas. Desempenham papel importante na flutuabilidade do organismo, controlando sua posição na coluna d’água. À medida que aumenta a atividade fotossintetizante, vesículas de gás diminuem e consequentemente a alga afunda. Quando isso ocorre, a alga e submetida a um ambiente com menos luz e consequentemente há uma redução na taxa de fotossíntese e as vesículas começam a se formar novamente. Desta forma, a célula volta a flutuar.

- Ribossomos estão presentes nas células das cianobactérias, sendo semelhantes aos que ocorrem em bactérias (70S).

REPRODUÇÃO

A reprodução gamética não é conhecida nas algas azuis. Nunca se observou plasmogamia; no entanto, existem evidências de combinação gênica.

Podem se reproduzir de várias formas: i) Divisão celular simples - ocorre em formas unicelulares, filamentosas e coloniais; ii) Fragmentação - ocorre em formas filamentosas e coloniais e corresponde à separação de partes desses organismos. Cada uma delas dará origem a um novo organismo; iii) Hormogônios - ocorrem em formas filamentosas. São fragmentos de tricoma que deslizam na bainha, até a extremidade do filamento, desprendendo-se deste, dando origem a um novo individuo; iv) Exósporo - ocorre no tipo de reprodução assexuada em que a formação de esporos é feita através de sucessivas divisões em uma das porções terminais de uma célula (somente ocorre em células que tenham polaridade; v) Endósporo - ocorre no tipo de reprodução assexuada em que a formação de esporos é feita através da divisão endógena do protoplasto em duas ou mais partes, que emergem quando a parede se rompe; vi) Acineto - ocorre em formas filamentosas. Desenvolve-se a partir de uma célula vegetativa que se torna maior, com reservas (principalmente grânulos de cianoficina) e com parede espessa. Funciona como um esporo de resistência a condições ambientais desfavoráveis, que pode ficar dormente por muito tempo (ate 64 anos) e depois pode germinar, originando um novo filamento.

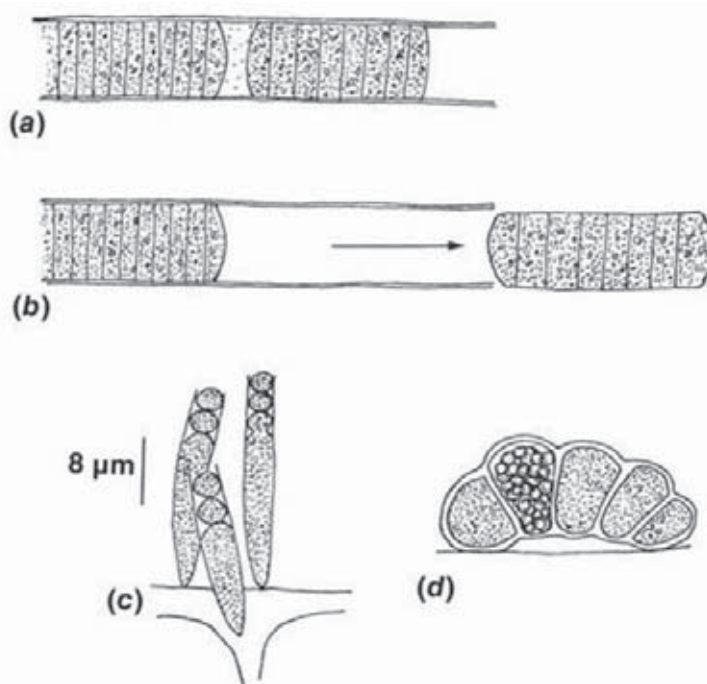



Figura 8. (a-b) Formação de hormogônio em Oscillatoria; (c) Exósporo em Chamaesiphon incrustans Grunow; (d) Endósporo em Dermocarpa pacifica Setchell & Gardner (Extraído de Lee 2008).

HETEROCITO

É uma célula de conteúdo homogêneo, parede espessa, geralmente maior que a célula vegetativa, de cor verde amarelada que pode ocorrer em algumas algas azuis filamentosas. Está relacionada à fixação de nitrogênio (N2). Nessa célula, ocorre a conversão de N2 em amônia, através da enzima nitrogenase, na ausência de oxigênio. Portanto, a atividade dessa enzima é incompatível com a atividade fotossintetizante. A amônia produzida é usada para formar glutamina que é transportada para outras células do filamento ou liberada para o meio. Apesar dessa fixação de N2 ocorrer predominantemente nos heterocitos, verificou-se que algumas células vegetativas de algas azuis podem fixar nitrogênio em condições Entre estas estão espécies unicelulares e espécies filamentosas sem heterocitos.

Outras possíveis funções relacionadas ao heterocito: i) pode germinar formando um novo individuo; ii) as ligações do heterocito com as células adjacentes representam pontos de fragilidade do filamento, favorecendo a fragmentação; e iii) talvez esteja relacionado à diferenciação de acinetos, que sempre se formam a partir de células vegetativas que estejam adjacentes a heterocitos.

Figura 9. Talo de Anabaena crassa (Lemmermann) Komark.-Legn. & Cronberg mostrando as células vegetativas (a) acinetos e (b) heterocito (Extraído de Lee 2008).

TOXINAS

Certas algas azuis podem produzir toxinas e as liberam para o meio onde vivem. Existem vários registros no mundo todo de mortes de aves, peixes e mamíferos causadas pela ingestão de águas contaminadas. Muitas vezes podem liberar substâncias que causam odor e sabor característicos às águas de reservatórios de abastecimento. As substâncias tóxicas isoladas até o presente a partir de cianobactérias de água doce são de dois tipos: alcaloides (neurotoxinas) ou peptídeos de baixo peso molecular (hepatotoxinas). As neurotoxinas atingem o sistema neuromuscular paralisando músculos esqueléticos e respiratórios, podendo levar à morte por parada respiratória. Podem ser produzidas por espécies de Anabaena e Aphani-

zomenon. As hepatotoxinas agem mais vagarosamente, atingindo o fígado. Causam necrose, provocando morte por hemorragia. Podem ser produzidas por espécies de Microcystis, Nodularia, Oscillatoria e Anabaena. A grande importância econômica das algas azuis está relacionada às formas fixadoras de nitrogênio, que quando presentes ou adicionadas ao solo, podem em muitos casos, substituir ou reduzir a utilização de fertilizantes. Além disto, algumas cianobactérias são utilizadas como fonte de proteínas (ex. Spirulina).

ASPECTOS ECOLÓGICOS

Nos sistemas ecológicos atuais, as algas azuis são importantes tanto pela produção fotossintetizante quanto pela fixação de N2. As cianobactérias que têm a capacidade de fixar nitrogênio apresentam vantagens em relação às algas sem essa capacidade, especialmente em ambientes pobres em nitrogênio. Têm, portanto, a habilidade de fotossintetizar sob condições aeróbicas ou anaeróbicas.

São fototróficas anaeróbicas facultativas e preenchem um importante nicho ecológico nos sistemas aquáticos. Essa capacidade representa uma vantagem tanto em relação às algas eucarióticas (restritas a ambientes fotoaeróbicos), quanto às bactérias fotossintetizantes (restritas a ambientes fotoanaeróbicos). Desta forma, algas azuis com essa capacidade têm vantagem seletiva sobre organismos em ambientes que flutuam entre essas duas condições como, por exemplo, lagos que no inverno são anaeróbicos e no verão, aeróbicos.

CLASSIFICAÇÃO

São reconhecidas aproximadamente 2.000 espécies, distribuídas em 150 gêneros. Existem várias proposições de classificação das cianobactérias. Segue as classificações de Anagnostidis & Komarek (1985, 1988, 1990), Komarek & Anagnostidis (1986, 1989).

DIVISAO: Cyanobacteria
CLASSE: Cyanophyceae
Ordem Chroococcales (unicelulares, coloniais; endósporo e exósporo).
Oscillatoriales (filamentosas; hormogônios; ramificação falsa).
Nostocales (filamentosas; heterocitada; ramificação falsa).
Stigonematales (filamentosas com ramificação verdadeira).

DIVISÃO RHODOPHYTA

(do grego rhodo = rosa + phyton = planta)

A linhagem das algas vermelhas foi reconhecida desde o início como um grupo independente e monofilético já que não apresenta formas flageladas e possui uma composição de pigmentos semelhante ao das cianobactérias.

Os dados moleculares corroboraram a monofilia e independência das algas vermelhas, colocando-as como uma das principais linhagens dentro dos eucariotos. Dados moleculares apontam as Chlorophyta e as Glaucocystophyta como os grupos mais próximos das Rhodophyta. Considerando-se as duas classes, Florideophyceae monofilética com as formas mais derivadas, enquanto que Bangiophyceae é considerada polifilética e apresenta as espécies mais antigas.

Acredita-se que as rodofíceas faziam parte de uma das linhagens mais antigas das algas eucarióticas. Um dos argumentos mais importantes é a ausência de flagelos, indicando que estas divergiram dos demais organismos eucarióticos antes do aparecimento do flagelo típico (arranjo de microtúbulos "9+2"). Entretanto, estudos baseados no sequenciamento da unidade 28S do RNA ribossômico não suportam essa hipótese. Ao que tudo indica, o grupo surgiu relativamente tarde, após a evolução dos flagelos, na mesma época das clorofíceas e animais multicelulares. A ausência de flagelos nas rodofíceas é, atualmente, interpretada como perda secundária destes.

Segundo a hipótese de endossimbiose, as rodofíceas evoluíram a partir de estádios iniciais de um organismo eucariótico heterotrófico flagelado, através da incorporação de cianobactéria simbiótica. Essa hipótese é apoiada pelos representantes atuais da divisão Glaucophyta, considerados um elo entre os ancestrais das algas eucarióticas e as rodofíceas atuais. Os representantes de Glaucophyta são os únicos a compartilharem características com Rhodophyta como a presença de tilacoides simples e não agrupados, e ficobilissomos como pigmentos acessórios.

CARACTERÍSTICAS BÁSICAS

- Eucarióticas.
- Clorofila a;
- Pigmentos acessórios:
- Ficobiliproteínas (b, r e c-ficoeritrina, aloficocianina e c e r-ficocianina);
- Carotenos (principalmente β-caroteno) e Xantofilas (zeaxantina, luteína);
- Reserva: amido das florídeas, similar à amilopectina dos vegetais superiores;
- Parede celular: celulose, ágar e carragenana;
- Ausência de flagelos em todas as fases de vida, inclusive nos gametas e esporos.

SEMELHANÇAS ENTRE RHODOPHYTA E CYANOBACTERIA

- Ausência de estádios com flagelos;
- Presença de ficobiliproteínas.
- Os cloroplastos de Rhodophyta são semelhantes à célula de uma Cyanobacteria, que apresentam tilacoides não agregados com ficobilissomos.

DIFERENÇAS DE OUTRAS ALGAS EUCARIÓTICAS

- Ausência de estádios flagelados;
- Presença de ficobiliproteínas;
- Tilacoides não agregados nos cloroplastos;
- Produto de reserva: amido das florídeas;
- Reprodução sexuada oogâmica envolvendo células especializadas: feminina (carpogônio) e masculina (espermácio).

OCORRÊNCIA

As algas vermelhas são componentes importantes na comunidade bentônica dos oceanos. Somente cerca de 20 gêneros e 150 espécies são encontrados em ambientes de água doce e estuarinos, vivendo em rios e riachos, lagunas, estuários e manguezais. Nos oceanos, as rodofíceas crescem desde as regiões de águas tropicais até polares, embora algumas espécies apresentem uma faixa de distribuição mais restrita. Normalmente, são encontradas crescendo desde a região entremarés até o infralitoral, nos limites mais inferiores de penetração de luz. Esta habilidade de viver em profundidades maiores, quando comparada aos membros de outras divisões de algas, está relacionada à função dos seus pigmentos acessórios.

MORFOLOGIA

Quanto à morfologia e aos níveis de organização, as algas vermelhas apresentam os seguintes tipos de talos:
- Unicelular – com células esféricas e imóveis ou com células rizopodiais que são destituídas de paredes rígidas e formam projeções citoplasmáticas com movimentos ameboides.
- Colonial - As algas unicelulares podem estar envoltas por bainha mucilaginosa e organizarem-se em colônias amorfas ou pseudofilamentosas ou podem apresentar-se crescendo em pequenos grupos de células individualizadas, envoltas por mucilagem.

- Filamentoso - é o principal tipo de construção de talo em algas vermelhas; podem ser simples ou ramificados. Os filamentos simples são encontrados em pequeno número de representantes e consiste em filamento ereto, unisseriado, como em Bangia e Erythrotrichia. Os talos mais velhos de Bangia, entretanto, podem tornar-se plurisseriados.

Nos filamentos ramificados podem ser encontrados três tipos de construção do talo: uniaxial, multiaxial, heterótrico.

Uniaxial - O crescimento do talo é iniciado pela divisão transversal de uma única célula meristemática apical de um filamento unisseriado. Poste-

riormente, ramos laterais são originados a partir de células que se localizam próximas ao ápice. Os ramos adquirem o mesmo padrão de crescimento do eixo principal. Cada segmento do filamento origina, alternada ou espiraladamente, a célula inicial de um ramo lateral, cujo comprimento torna-se governado pelo potencial de crescimento determinado ou indeterminado da célula apical. Eventualmente, as células das porções basais do eixo principal podem emitir filamentos rizoidais que crescem para baixo, ao redor do eixo e progressivamente produzem as células corticais.

Multiaxial - O talo é formado pela união de numerosos filamentos, resultado das atividades de um grupo de células meristemáticas apicais. Cada filamento apresenta uma célula apical, que se divide e acrescenta células ao talo. Alguns talos com construção multiaxial são ocos, e em outros, o crescimento é difuso, sendo difícil distinguir o sistema axial. Dentre as Gigartinales e Rhodymeniales, várias algas com talos carnosos e foliáceos mostram construção multiaxial em sólida estrutura pseudoparenquimatosa, com maior ou menor evidência do caráter fundamentalmente filamentoso.

Heterótrica - Talos prostrados de construção heterótrica simples consiste de uma camada basal de filamentos dispostos radialmente, dos quais são originados os filamentos eretos.

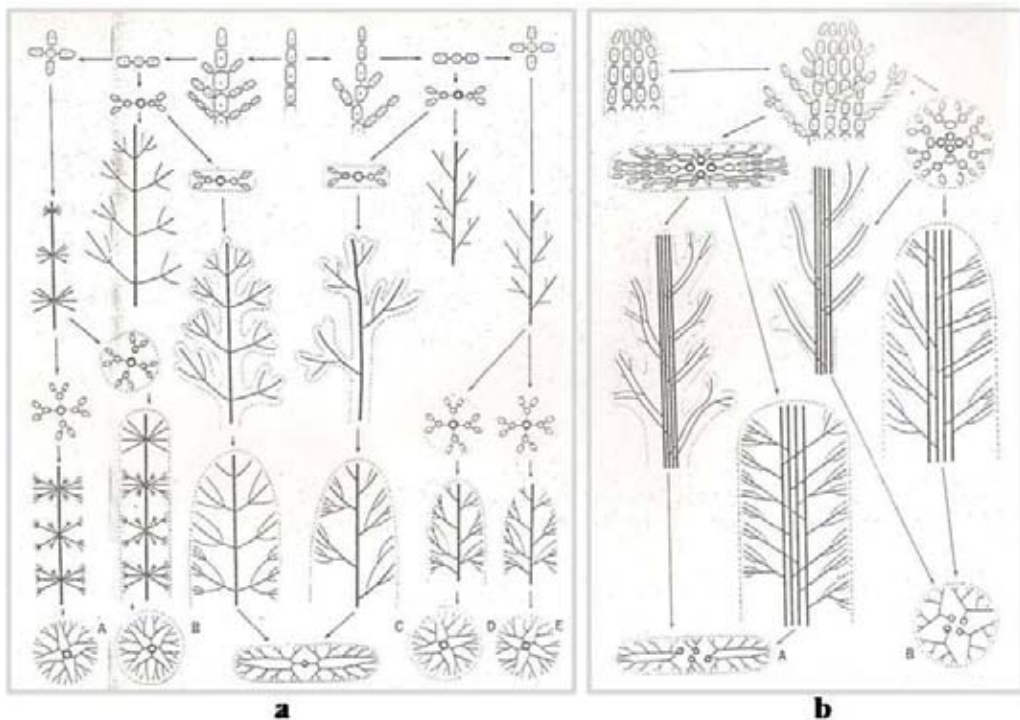



Figura 10. (a) Tipos de crescimento uniaxial, mostrando as possíveis linhas de evolução que teriam formado os tipos ramificados livres (A, E) e a tipos pseudoparenquimatosos (B-D) com simetria radial (A, B, D, E) e bilateral (C); (b) Tipos de crescimento multiaxial, mostrando as possíveis linhas de evolução que teriam formados os talos pseudoparenquimatosos com simetria bilateral (A) e radial (B) com distintos graus de fusão entre os filamentos (Extraído de Scagel et al. 1982).

- Parenquimatoso - Nos talos de construção parenquimatosa, as divisões celulares ocorrem em três dimensões para produzir massa sólida de células, ao invés de filamentos arranjados linearmente. Os talos parenquimatosos podem ser laminares ou foliáceos. Conforme a espécie, o talo pode ter uma ou duas camadas de espessura. A divisão celular ocorre em qualquer ponto da lâmina, em dois ou três planos perpendiculares à superfície. O talo desenvolve-se inicialmente como filamentos unisseriados, mas rapidamente transforma-se em grande talo parenquimatoso.

ORGANIZAÇÃO CELULAR

O talo é constituído por células eucarióticas. Estas podem estar ligadas às células adjacentes através de ligações citoplasmáticas ("pit connection"). Essas ligações encontram-se preenchidas por polissacarídeos proteicos.

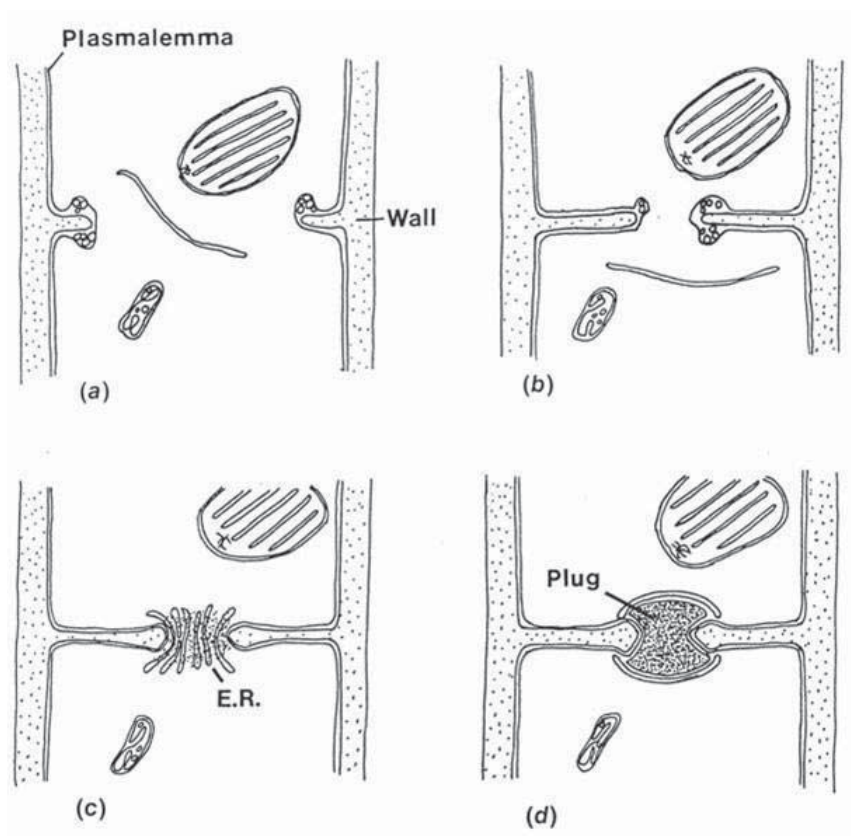



Figura 11. Semidiagrama do sistema de formação de uma "pit connection" em uma alga vermelha. (a) a parede celular atravessa a parede do interior do sulco com os precursores da parede encontrados em vesículas derivadas do citoplasma; (b) o septo da formado pela parede celular é completado, deixando uma abertura no centro; (c) condensamento do retículo endoplasmático localizado em frente à abertura na parede; (d) "pit connection" (plug) formada, consistindo uma ligação com a membrana plasmática (plasmalema) de uma célula a outra (Extraído de Lee 2008).

- Parede celular - é constituída basicamente por duas partes, uma interna e rígida, formada por microfibrilas de celulose (a maioria das algas vermelhas), e outra mais externa, mucilaginosa, formada por polímeros de galactanas, como o ágar e as carragenanas. Certos grupos de algas vermelhas apresentam deposição de carbonato de cálcio na parede, dando grande rigidez ao talo. Essa deposição pode estar na forma de aragonita ou calcita.
- Cloroplastos - apresentam um número variável de cloroplastos (um a muitos por célula), geralmente ovais ou discoides, podendo em alguns gêneros apresentar forma estrelada. Os tilacoides encontram-se livres nos cloroplastos, apresentando ficobilissomos em sua superfície.
- Pigmentos
- Clorofila a (presente em todas as algas vermelhas);
- Carotenoides: carotenos - principalmente β-caroteno; xantofilas - zeaxantina, luteína;
- Ficobiliproteínas: sempre associadas, formando os ficobilissomos, c- e r-ficocianina, aloficocianina e b-, r- e c-ficoeritrina. As ficoeritrinas são as responsáveis pela coloração vermelha que na maioria dos gêneros de Rhodophyta mascaram a presença de outros pigmentos. As ficobiliproteínas além de serem pigmentos fotossintéticos acessórios à fotossíntese e funcionarem como antena de captação de energia para a clorofila a, desempenham outras funções como proteger a alga contra foto-oxidação e servir como reserva de nitrogênio.
- Pirenoides - estão presentes em algumas Bangiophyceae e na Ordem Nemalionales (classe Florideophyceae).
- Reserva - o principal material de reserva e o amido das florídeas, que é armazenado no citoplasma e não nos cloroplastos. Apresenta propriedades entre o glicogênio e o amido. Reage com iodo formando uma substância de coloração marrom avermelhada.
- Flagelos - as Rhodophyta caracterizam-se pela ausência de flagelos, mesmo nas células reprodutoras.

REPRODUÇÃO

A reprodução em Rhodophyta ocorre através de processos sexuados e assexuados e, em ambos os casos, caracteristicamente as células envolvidas, sejam elas gametas ou esporos, são destituídas de flagelos.

Nesse grupo de algas ocorre reprodução vegetativa, espórica e gamética.

As formas unicelulares de rodofíceas reproduzem-se por fissão e produzem novos indivíduos, ao passo que as formas multicelulares utilizam-se de diversos mecanismos de reprodução sexuada e assexuada, conhecidos pela complexidade dos seus processos. Muitas algas vermelhas multicelulares apresentam extraordinária capacidade de reproduzirem-se assexuadamente pelo crescimento dos fragmentos destacados das plantas, os propágulos.

A reprodução na maioria das algas vermelhas ocorre pela liberação de esporos produzidos nos esporângios.

Reprodução assexuada - ocorre como alternativa obrigatória ou facultativa para o histórico de vida sexual das algas vermelhas e constitui em grande vantagem para a manutenção de espécies que estão bem adaptadas a ambientes ecologicamente estáveis. Nas algas vermelhas unicelulares (Porphyridiales), entretanto a reprodução assexuada ocorre como único meio de reprodução. Nas algas vermelhas multicelulares, os agentes de reprodução assexuada podem ser os esporos ou estruturas vegetativas especializadas ou não, fragmentos e gemas.

- Propagação vegetativa - é um modo eficiente de reprodução assexuada em algas vermelhas e pode ser uma maneira de sustentar populações em certos ambientes ou áreas geográficas. Outra possibilidade de manter o estoque das populações é pela formação de ramos estoloníferos que crescem rastejantes e funcionam como agentes da reprodução assexuada, produzindo novas frondes eretas. A formação de estruturas multicelulares, denominadas propágulos, que se destacam das plantas e desenvolvem-se em novos indivíduos, é de ocorrência comum entre as algas vermelhas. Pode ocorrer também fragmentação dos talos e estes crescerem como livre flutuantes na massa d'água, antes de se fixarem aos substratos. Todas as estruturas capazes de se desenvolver em novos indivíduos são denominadas propágulos, quer sejam estruturas especializadas ou não.

- Espórica - é frequentemente mediada pelos esporos produzidos mitoticamente, como o **endosporângio**; **monosporângio** pode ser haploide ou diploide e, geralmente, origina ou recicla a mesma fase que o produziu, exceto carposporófitos, que nunca formam monósporos, são produzidos terminalmente nos filamentos ramificados eretos ou prostrados. **seirosporângio** estes esporângios diferem dos monosporângios típicos em relação ao desenvolvimento e função. São característicos de alguns representantes de Ceramiales, como Seirospora e Dohrniella, e podem ocorrer simultaneamente com outras estruturas reprodutivas como gametângios, tetrasporângios e carposporângios; **parasporângio** que diferem dos polisporângios porque são produzidos pela divisão mitótica.

Reprodução sexuada - envolve a fusão de gameta masculino não flagelado, o espermácio, com a célula que contém a célula ovo, o carpogônio. A fusão gamética é oogâmica e a fecundação ocorre ao acaso e passivamente em meio aquático, embora existam algumas evidências indicando que possa haver atração química dos espermácios diretamente para o carpogônio, ou para o talo do gameta feminino e pobres movimentos ameboides dos espermácios, além de algumas adaptações morfológicas das estruturas reprodutivas para propiciar o encontro dos gametas.

Os gametas são produzidos em gametângios unicelulares, onde o gametângio masculino é denominado espermatângio, o qual origina um único gameta, o espermácio. O gametângio feminino, denominado car-

Endosporângio

Definido como esporângio que produz vários esporos, irregularmente dispostos, através de divisão mitótica.

Monosporângio

É o esporângio que forma um único esporo esférico ou oblongo, pigmentado, denominado monósporo.

Seirosporângios

São monosporângios produzidos em cadeias terminais, estes são denominados seirosporângios, e os esporos, de seirósporos.

Parasporângio

Esporângios que produzem mais de quatro esporos em um esporângio (parásporos).

pogônio, é unicelular e desenvolve-se geralmente entre as células vegetativas do talo, como uma estrutura séssil, ou no ápice de filamento curto, frequentemente composto de 3-4 células, denominado ramo carpogonial. Morfologicamente, o carpogônio pode ser indistinguível das células vegetativas, como ocorre em certas Bangiophyceae, ou consistir de porção basal inflada com prolongamento distal, a tricogine, que funciona como uma área receptora do espermácio.

A reprodução sexuada, embora de ocorrência ampla em Florideophyceae, até recentemente, era tida como duvidosa em Bangiophyceae. Estudos envolvendo dados de cultura em laboratório têm comprovado a ocorrência de fusão de gametas e meiose na maioria dos membros das ordens de Bangiophyceae, com exceção de Porphyridiales.

Característica importante da reprodução sexuada nas algas vermelhas é que após a fecundação do carpogônio, o zigoto (2n) fica retido na planta feminina, onde se desenvolve como terceira geração, o carposporófito, que é nutricionalmente dependente do gametófito feminino. O carposporófito consiste de filamentos de células incolores, denominados filamentos gonimoblásticos, os quais produzem os carpósporos (esporos), através de mitose, nas extremidades.

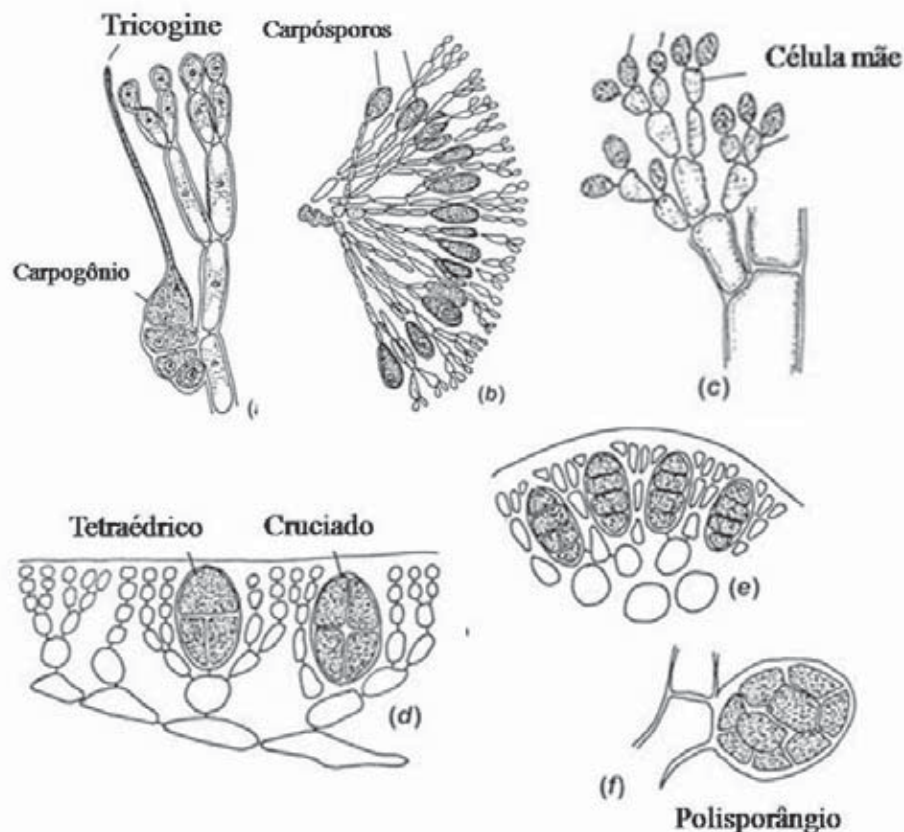



Figura 12. (a) Filamento Liagora viscida (Forsskål) C. Agardh (Rhodophyta) com ramo carpogonial, detalhe do carpogônio e da tricogine; (b) Filamentos gonimoblastos de L. viscida com carpósporos; (c) Ramo espermatangial e células mãe espermatangiais de Acrochaetium corymbiferum (Thuret) Batters; (d) Tetrasporângios cruciado e tetraédrico de Nemastoma laingii Kylin; (e) Tetrasporângio zonado de Hypnea musciformis(Wulfen) J.V. Lamouroux; (f) Polisporângio de Pleonosporium vancouverianum (J. Agardh) Setchell & N.L. Gardner. (Modificado de Lee 2008).

HISTÓRICO DE VIDA

Características do histórico de vida são importantes no reconhecimento taxonômico de classes, ordens e famílias de Rhodophyta.

Nas espécies onde a reprodução sexual é conhecida, o histórico de vida é haplodiplonte isomórfico ou heteromórfico.

O histórico de vida de algas vermelhas pode ser bifásico ou trifásico.

O bifásico é formado pela alternância entre uma fase gametofítica haploide e outra esporofítica diploide, enquanto o trifásico consiste na alternância entre uma fase gametofítica haploide e duas fases esporofíticas diploides (carposporofíticas e tetrasporofíticas). O talo das algas gametofíticas pode ter sexos separados, localizados em diferentes indivíduos (dioico ou heterotálico), ou apresentar ambos os sexos no mesmo indivíduo (monoico ou homotálico). Quando as plantas na fase gametofítica apresentarem-se morfologicamente idênticas à fase tetrasporofítica, são ditas isomórficas, ao passo que, quando as plantas gametofíticas e esporofíticas são morfologicamente diferentes, são referidas como heteromórficas. Variações ou modificações no histórico de vida envolvendo, inclusive, a supressão de algumas fases também ocorrem largamente entre as algas vermelhas.

HISTÓRICO DE VIDA BIFÁSICO

O gênero Porphyra (Bangiophyceae) apresenta um histórico de vida bifásico, o qual é heteromórfico, sendo que as duas fases heteromórficas foram tratadas como gêneros distintos por muito tempo. A fase "conchocelis" é microscópica e filamentosa, ocorrendo em camadas internas superficiais de conchas, enquanto que a fase foliácea é macroscópica

A fase foliácea produz carpogônios muito reduzidos e espermácios. Após a fertilização forma-se o zigoto que se divide várias vezes, dando origem aos carpósporos.

Não são formados cistocarpos como no ciclo trifásico. Esses carpósporos são liberados e germinam dando origem a fase filamentosa "conchocelis". Esses filamentos diferenciam esporos denominados de conchosporos, os quais ao serem liberados, germinam e dão origem à fase foliácea. A etapa do histórico de vida em que ocorre a meiose pode variar com a espécie.

HISTÓRICO DE VIDA TRIFÁSICO

Um avanço evolutivo posterior ocorreu na maioria das algas vermelhas. Ao invés de produzir esporos imediatamente, o núcleo zigótico divide-se repetidamente por mitose, gerando uma terceira fase multicelular do ciclo de vida, a geração diploide carposporofítica.

Distinguem-se as seguintes fases: gametofítica (n), carposporofítica (2n) e tetrasporofítica (2n).

O tetrasporófito e o gametófito são isomórficos e independentes, enquanto que o carposporófito é parasita do gametófito feminino. Os gametófitos masculinos produzem numerosos espermácios que são carregados através dos movimentos da água até os gametófitos femininos; estes possuem células especializadas na superfície do talo, denominadas de carpogônios. Essas células possuem uma porção alongada que se projeta para o meio, denominada de tricogine. É nessa porção que o espermácio vai se aderir. Após a fecundação o carpogônio origina a fase carposporofítica com número diploide de cromossomos. O carposporófito desenvolve-se superficialmente sobre o gametófito feminino, como parasita deste. É protegido por células do gametófito, formando uma estrutura típica, como uma urna, denominada de cistocarpo. O carposporófito produz carpósporos, tipo de esporos diploides, que são liberados gradativamente através de um orifício do cistocarpo (ostíolo). Esses carpósporos ao germinarem originam a fase esporofítica, que se desenvolve e produz tetrasporângios. Estes sofrem meiose, dando origem a esporos haploides. Como esses esporos são formados em número de quatro dentro de um esporângio, recebem o nome de tetrásporos e estão arranjados cruciadamente. A germinação dos tetrásporos resulta em gametófitos masculinos ou femininos.

CLASSIFICAÇÃO

São referidos 500-600 gêneros e 5.000-5.500 espécies distribuídas, segundo a classificação de Yoon et al. 2006, em sete classes Florideophyceae, Bangiophyceae, Rhodellophyceae, Porphyridiophyceae, Stylonematophyaceae, Compsopogonophyceae e Cyanidiophyceae.

CONCLUSÃO

Como podemos notar as algas desempenham um papel ecológico muito importante como produtores primários dos ecossistemas onde ocorrem, sendo responsáveis por grande parte da produção primária de todo o planeta. Apresentam uma grande diversidade de cores devido à presença de pigmentos como clorofila, ficobiliproteínas e carotenoides. Estão presentes desde formas microscópicas a formas macroscópicas. As algas podem ser encontradas nos mais diversos ambientes, desde formas terrestres até formas que vivem em associações com outros organismos. No entanto, as formas mais comuns são aquáticas.

RESUMO

Neste capítulo fizemos uma introdução geral ao estudo das algas. Revisamos alguns conceitos tratados nesta disciplina referentes aos níveis de organização do talo destas, caracterização celular, tipos de reprodução e histórico de vida. Trabalhamos ainda a caracterização dos representantes das divisões Cyanophyta e Rhodophyta, apresentando uma caracterização geral destes grupos, fazendo comparação entre ambos e entre outros grupos de algas.

ATIVIDADES

Visto o conteúdo, vamos realizar um exercício aplicando os conceitos estudados nesta aula.
1. Comente em linhas gerais sobre o papel ecológico das algas.
2. Cite três características compartilhadas entre Cyanobacteria e Rhodophyta.
3. Diferencie um acineto de um heterocito e descreva a função de cada uma destas células.
4. O termo carpogônio é um nome dado a que estrutura nas rodofíceas?
5. De acordo com a distribuição das algas no ambiente diferencie uma alga bentônica de uma alga planctônica.

PRÓXIMA AULA

Na próxima aula continuaremos o estudo das algas abordando as Divisões Phaeophyta (algas pardas), Bacillariophyta (diatomáceas) e Dinophyta (dinoflagelados).

AUTOAVALIAÇÃO

Antes de passar para o próximo capítulo faça uma pesquisa sobre a importância ecológica e econômica das cianobactérias e das algas vermelhas, tentando assimilar os conceitos trabalhados na presente aula.

REFERÊNCIAS

BOLD, H.C. 1972. O reino vegetal. Editora Edgard Blucher Ltda. EDUSP, São Paulo. 189p.

JOLY, A.B. 1987. Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. 8ed. Companhia Editora Nacional, São Paulo. 777p.

MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K.V. 2001. Cinco reinos: um guia ilustrado dos filos da vida na Terra. 3a ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

OLIVEIRA, E.C. 1996. Introdução à Biologia Vegetal. EDUSP, São Paulo. 224p.

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. 2007. Biologia Vegetal. 7ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 728p.

SMITH, G.M. 1987. Botânica Criptogâmica. I volume. Algas e Fungos. 4ed. Fundação Calouste Gulbekian, Lisboa. 527p.

VAN DEN HOEK, C., MANN, D.G. & JAHNS, H.M. 1995. Algae. An introduction to phycology. Cambridge University Press, Cambridge.

YOON, H.S.; MÜLLER, K.M.; SHEATH, R.G.; OTT, F.D. & BHATTACHARYA, D. 2006. Defining the major lineages of Red Algae (Rhodophyta). J. Phycol. 42: 482–492.